

**ОТЗЫВ официального оппонента
на диссертацию на соискание ученой степени
кандидата биологических наук Фомичева Константина Игоревича
на тему: «Эволюционная морфология и систематика
Restionaceae–Anarthrioideae»
по специальности 1.5.9 – Ботаника**

Чуть более столетия, с момента распространения эволюционного учения Дарвина, представления о систематике, филогении и эволюционной морфологии растений строились почти исключительно на сравнительном изучении строения, морфологии и анатомии растений, представляющих разные таксоны (систематические группы). Это сыграло огромную роль в истории науки, привело к появлению нескольких выдающихся школ морфологов и анатомов растений в Европе и Америке¹. Впрочем, очевидный методологический недостаток этого подхода состоял в том, что гипотезы об эволюции форм строились на основе субъективной оценки значимости сходства и различий этих форм. Для решения проблемы нужен был поиск иных, кроме анатомо-морфологических, признаков родства между таксонами. Это привело к появлению особого экспериментального направления в ботанике, направления, которое, по предложению Э. Бэбкока, было названо биосистематикой («the Biosystematics»²). Естественную систему таксонов биосистематики стали строить на основании результатов гибридологического анализа, кариологии, затем биохимии³ и, с появлением дешевых и эффективных методов секвенирования ДНК, на основе сравнения

¹ Constance, L. The systematics of the angiosperms. In: Kessel, E. L. (ed.): A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853-1953. San Francisco, 1955. P. 405-483.

² Smocovitis V.B. The “Plant *Drosophila*”: E. B. Babcock, the genus *Crepis*, and the evolution of a genetics research program at Berkeley, 1915–1947// Historical Studies in the Natural Sciences. 2009. Vol. 39, № 3. P. 300–355; Lidicker Jr., W. Z. An essay on the history of the Biosystematists of the San Francisco Bay Area // Cultures and Institutions of Natural History and Philosophy of Science: Essays in the History and Philosophy of Science, ed. M.T. Ghiselin and A.E. Leviton, San Francisco, CA: California Academy of Sciences, 2000. P. 315–327. Впрочем, существует мнение, что первым это слово произнес не Бэбкок, а Гордон Феррис – см. Lidicker, 2000. Цит. соч.

³ Тахтаджян А.Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Ботан. журн. 1970. Т. 55. №3. С. 331-345;

ДНК-маркеров или целых геномов объектов исследования. Молекулярная систематика предоставила независимый от морфологии источник для проверки гипотез об эволюции форм. Молекулярно-филогенетические исследования привели к созданию новой филогении покрытосеменных растений (APG1, II, III, IV). Многие из более ранних предложений по филогенетической классификации, основанные на морфологических и анатомических исследованиях, были поддержаны, но произошли и существенные, даже радикальные, изменения в составе семейств и порядков цветковых растений.

Следует подчеркнуть, что в результате успехов молекулярной филогении и геномики растений в ботанике создалась принципиально новая ситуация: стал актуальным пересмотр, казалось бы, давно установленных представлений об эволюционной динамике форм, деталей сравнительной морфологии, анатомии, биологии развития растений. Сложившиеся ранее гипотезы требовали и требуют верификации или пересмотра с учетом новой естественной системы растений, системы, построенной на основе молекулярно-филогенетических данных.

Решение этой задачи возможно только при условии, если исследователь владеет не только сравнительно простой и общедоступной техникой молекулярно-филогенетических исследований, но и вооружен всей системой знаний и приемов, необходимых для сравнительно-морфологических, ультраструктурных, гистохимических исследований. Более того, исследователь должен быть хорошо теоретически образован в области классической эволюционной морфологии. Особенность представленной к защите работы как раз и состоит в том, что она выполнена высококвалифицированным представителем школы эволюционной морфологии растений Московского университета, хорошо образованным ботаником, владеющим современными методами ультраструктурного и молекулярно-филогенетического анализа.

Актуальность и новизна диссертационной работы в данном случае обоснована глубоко продуманно выбранным, малоизвестным объектом исследования: это группа видов из семейства Restionaceae – одного из малоисследованных семейств, входящих в порядок Poales. Между тем, изучая представителей рестиид диссертант получил возможность исследовать сложные и неизученные процессы, имевшие место на ранних этапах эволюции структуры соцветия и цветка у относительно близких родственников злаков и осок. Превосходная дебютная идея.

Научная новизна исследования не вызывает сомнений. Диссертантом впервые с помощью сканирующей электронной микроскопии проведено изучение структуры и развития соцветий и цветков у нескольких видов Anarthrioideae. Впервые показано, что цветки представителей всех трех родов семейства, *Anarthria* + *Hopkinsia* + *Lyginia*, собраны в колоски и не имеют брактеол, что позволило диссертанту обосновать новую гипотезу о колоске как о едином типе цветорасположения в кладе рестиид и граминид. Диссертантом впервые проведено молекулярно-филогенетическое исследование редкого и малоизученного рода *Anarthria* и показано, что растения, которые традиционно относили к виду *A. gracilis* в действительности относятся к трем отдельным видам – *A. gracilis* s.s., *A. grandiflora* Nees и *A. dioica* (Steud.) C.I.Fomichev. Диссертантом разработаны новые ключи для идентификации видов рода *Anarthria*. Отмечу, что глубокая проработка результатов сравнительно-морфологического анализа позволила диссертанту разработать совершенно новую систему диагностических признаков, ни один из которых ранее в работах по систематике Anarthrioideae не использовался. Ну и, наконец, как справедливо отмечает в тексте диссертации Константин Игоревич Фомичев, результаты его работы ярко показали важность синтеза молекулярных и морфологических данных в ботанических исследованиях.

Теоретическое значение работы прежде всего в том, что они способствуют пониманию эволюции цветка и колоса у растений порядка Poales.

Высокого научного и практического значения полученных диссертантом результатов удалось достичь прежде всего потому, что цель и задачи запланированного цикла исследований были глубоко продуманы, в диссертации и автореферате они изложены четко и лаконично.

Структура и объем диссертации. Диссертация Константина Игоревича Фомичева на тему: «Эволюционная морфология и систематика Restionaceae–Anarthrioideae» построена по традиционному плану, состоит из введения, 4-х глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 221 работу (из них 29 на русском и 192 на иностранных языках). Общий объем диссертации – 243 страниц. Диссертация включает 71 иллюстрацию, 1 таблицу и 4 приложения.

Во **Введении** диссертант убедительно обосновывает актуальность и теоретическое значение предпринятого исследования, формулирует положения, выносимые на защиту.

Обзор литературы очень короткий, всего 20 страниц, он посвящен анализу данных о видовом составе семейства Restionaceae, о положении семейства в составе порядка Poales. Проведен анализ данных по морфолого-анатомическому строению листьев рестиевых, морфологии соцветий рестиевых, критически рассмотрены данные о строении околоцветника, андроцея, гинецея и плода у представителей семейства Restionaceae.

Очень интересен и важен для понимания квалификационного уровня диссертации раздел **Материал и методы** - следует подчеркнуть, что объекты обсуждаемого нами исследования – виды сем. Restionaceae – эндемики Западной Австралии. Запланированный цикл работ удалось выполнить только благодаря тому, что диссертант приложил немало душевных и физических сил чтобы самостоятельно собрать гербарный материал во время 4-х полевых сезонов в мало обжитых районах Западной Австралии. При

участи автора собрано около 500 гербарных образцов австралийских растений, из них около 300 образцов Restionaceae, в том числе ваучерные образцы всех изученных видов. Собранный материал инсерирован в коллекции гербария Московского университета (MW) и Гербария Западной Австралии (PERTH). Типовые образцы объектов исследования из европейских гербариев В, BM, CGE, E, K, LD, LE, P и австралийских гербариев PERTH, MEL, NSW были изучены диссертантом непосредственно или в формате оцифрованных копий.

Сравнительно-морфологические исследования проводились с использованием методов световой и сканирующей микроскопии, цито- и гистохимии. Диссертантом был отобран материал для молекулярно-филогенетических исследований, которое проводилось путем секвенирования нуклеотидных последовательностей интрона гена *trnL* и межгенного спейсера *trnL-trnF* из генома хлоропластов и низкокопийного ядерного гена *at103*. В целом, раздел **Материал и методы** показывает, что диссертант владеет всем арсеналом методов современной ботаники.

В главе 3 **Результаты** диссертант последовательно разбирает строение листьев, соцветий, цветков у растений сем. Anarthrioideae, исследует морфологию плодов. Далее дается описание результатов молекулярно-филогенетического исследования 71 последовательности ДНК района *trnL-trnF* всех трех родов сем. Anarthrioideae и 50 последовательностей ДНК фрагмента гена *at130* этих растений. Все результаты детально и со вкусом описаны, иллюстрированы высококачественными (не просто высококачественными – первоклассными!) микрофотографиями, рисунками и схемами.

В главе 4 **Обсуждение** результаты квалифицировано, с привлечением всей необходимой литературы, обсуждены.

Убедительно и интересно написано **Заключение** к диссертации, в котором диссертант отмечает, что проведенное им исследование позволило ответить на поставленные в рамках данной работы вопросы, получить новые

данные по эволюционной морфологии, особенностям развития репродуктивных органов, филогенетике и систематике Restionaceae–Anarthrioideae. При этом полученные результаты дали возможность поставить новые вопросы, разработка которых в будущем представляет большой научный интерес.

Выводы работы и положения, вынесенные на защиту, обоснованы представленным материалом, глубоко продуманы и корректно сформулированы. Их обоснованность не вызывает сомнений.

Автореферат адекватно отражает содержание работы.

Результаты работы неоднократно обсуждались на отечественных и международных конференциях и симпозиумах, они полностью представлены в опубликованных в высокорейтинговых журналах статьях.

Диссертация написана хорошим литературным языком, производит, в этом отношении, очень хорошее и цельное впечатление.

Вопросы и замечания, которые у меня возникли, касаются того, о чем в диссертации не упоминается.

Во-первых, надо отметить, что в работе следовало уточнить, какой фрагмент гена at103 исследовался, мне кажется, что это 3-й экзон и, возможно, рядом лежащий интрон ?

Во-вторых, если посмотреть дополнительные материалы к статье Fomichev C.I., Macfarlane T.D., Valiejo-Roman C.M., Samigullin T.H., Degtjareva G.V., Briggs B.G., Sokoloff D.D. Two centuries from species discovery to diagnostic characters: molecular and morphological evidence for narrower species limits in the widespread SW Australian *Anarthria gracilis* complex (Restionaceae s.l./Anarthriaceae, Poales) // Peer J. – 2021. – Vol. 9. – P. e10935, то можно увидеть, что на сравнительно короткой исследуемой последовательности гена at103 много (3-4-6) полиморфных (двухбуквенных) сайтов у всех видов рода *Anarthria*. Факт этот в диссертации не упоминается и никак не комментируется. Между тем, ген at103 считается квазиуникальным (низкокопийным). Какова возможная природа

полиморфных сайтов? Может быть аллополиплоидия или недавняя отдаленная гибридизация? У гексаплоида *T. aestivum* в последовательностях этого гена, помещенных в GENBANK, полиморфных сайтов нет, но возможно это следствие «фракционирования» генома «старого» аллополиплоида - мягкой пшеницы...

В-третьих, возникает вопрос о степени родства разных образцов *A. gracilis*. Последовательности гена at103 у исследованных образцов *A. gracilis* sp3, если не считать полиморфных (двухбуквенных) сайтов почти идентичны, последовательности разных образцов *A. gracilis* sp. 2 различаются немногими SNPs и двухнуклеотидным инделем, но последовательности разных образцов *A. gracilis* sp. 1 различаются большим числом SNPs и вышеупомянутым двухнуклеотидным инделем.

Сравнение с другими объектами показывает, что уровень различий между последовательностями изучаемого района гена at103 у образцов *A. gracilis* sp. 1, пожалуй, больше, чем между последовательностями этого гена у *T. aestivum* и *Hordeum vulgare* (см. последовательности в GENBANK).

Наконец, диссертант использовал в работе молекулярные маркеры trnL-trnF и At103, но не район ITS1-5.8S rDNA-ITS2. Почему диссертант не использовал этот, казалось бы, наиболее популярный из молекулярно-филогенетических маркеров?

В целом, диссертация Фомичева Константина Игоревича на тему: «Эволюционная морфология и систематика Restionaceae–Anarthrioideae» отвечает требованиям, установленным Московским государственным университетом имени М.В. Ломоносова к работам подобного рода. Содержание диссертации соответствует специальности 1.5.9. – Ботаника, а также критериям, определенным пп. 2.1-2.5 Положения о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, а также оформлена согласно требованиям Положения о совете по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук,

на соискание ученой степени доктора наук Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Таким образом, соискатель Константин Игоревич ФОМИЧЕВ заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. – Ботаника.

Официальный оппонент:

Доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник с возложением обязанностей заведующего лабораторией биосистематики и цитологии
ФГБУН «Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук»

РОДИОНОВ Александр Викентьевич

3 ноября 2023 г.

Контактные данные:

тел.: _____, e-mail: _____

Специальность, по которой официальным оппонентом защищена диссертация:
03.00.15 – генетика, 03.00.25 – гистология, цитология, клеточная биология.

Адрес места работы:

197022, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2,
Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук
(БИН РАН), лаборатория биосистематики и цитологии

Подпись сотрудника
ОРГАНИЗАЦИИ И.О. Фамилия удостоверяю:
руководитель/кадровый работник

3.11.2023